

Brito, J. C. A. R. (2015). Víbora cantábrica – *Vipera seoanei*. En: Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Salvador, A., Marco, A. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Víbora cantábrica – *Vipera seoanei* Lataste, 1879

José Carlos A. R. Brito

Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO) da
Universidade do Porto
Instituto de Ciências Agrárias de Vairão, R. Padre Armando Quintas, 4485-661 Vairão,
Portugal

Versión 1-09-2015

Versiones anteriores: 16-03-2006; 4-09-2008; 24-11-2009



© F. Martínez

Origen

En un análisis morfológico preliminar de las víboras europeas, Saint-Girons (1980a) identificó tres grupos principales de especies: *ursinii*, *berus-seoanei* y *aspis-ammodytes-latastei*, que aparecen en diferentes latitudes y en hábitats con distintos gradientes de humedad. El análisis inmunológico de afinidades en las albúminas del suero sanguíneo sugiere que *V. seoanei* es un ramo lateral que se diferenció de las víboras de los grupos *aspis* y *ammodytes* durante el Miocénico (Herrmann y Joger, 1997). Análisis recientes del ADN mitocondrial recuperan el grupo *berus-seoanei* como grupo hermano y diferenciado de *V. dinniki* y *V. ammodytes* (Lenk *et al.*, 2001).

Se ha sugerido que el origen de *V. seoanei* puede hallarse en la transición del Plioceno superior y el Plioceno inferior, cuando víboras de tipo *berus* colonizaron la mayor parte de Europa (Szyndlar y Rage, 2002). Los períodos glaciares posteriores habrían producido aislamientos poblacionales en el área actual de distribución de la especie (Bea *et al.*, 1984; Saint-Girons *et al.*, 1986).

Un estudio reciente señala que la diferenciación de *V. seoanei* tuvo lugar en el Pleistoceno medio. La distribución geográfica de haplotipos sugiere que la especie se originó en el noroeste ibérico y que habría expandido su distribución posteriormente a partir de refugios interglaciales (Martínez-Freiria *et al.*, 2015)¹.

Identificación

Es una víbora de talla mediana, en comparación con otras víboras europeas, con una cabeza grande y marcada, y con un hocico aplastado o ligeramente levantado. La cola es pequeña y representa entre 10-15% de la talla total (Lataste, 1879; Saint-Girons y Duguy, 1976). Los adultos alcanzan los 75,0 cm de longitud total, pero usualmente varían entre los 45,0 y los 44,0 cm (Braña, 1998). La talla total máxima es de 58,5 cm para un macho de 12-13 años y 66,0 cm para una hembra de 11 años, ambos provenientes de Asturias (Braña, 1998); en Galicia es de 59,0 cm para un macho (Galán y Fernández-Arias, 1993); y en Portugal es de 50,0 cm para un macho (Brito y Álvares, datos no publicados). Es una especie muy polimórfica con una variación individual y geográfica notable (Bea *et al.*, 1984; Braña, 1998; Martínez-Freiria y Brito, 2014¹).

Descripción

La escama frontal y las parietales están más o menos fragmentadas. El número de escamas intercantales + intersupraoculares varía entre ocho y 39 (Bea *et al.*, 1984). Presenta dos escamas apicales (raramente puede presentar una o tres), dos escamas cantales, tres o cuatro escamas loreales, de ocho a 10 escamas supralabiales (usualmente nueve), de nueve a 13 escamas infralabiales (usualmente de 10 a 12), y de seis a 12 escamas periorcarias (usualmente de nueve a 10) (Schwarz, 1936; Saint-Girons 1978; Bea *et al.*, 1984; Mallow *et al.*, 2003; Brito y Saint-Girons, 2005). Cerca del 50% de los individuos analizados por Braña (1998) tenían una fila de pequeñas escamas entre las escamas periorcarias y supralabiales, pero individuos con dos filas son también comunes: el 40% tenía dos filas incompletas y el 10% tenía dos filas completas.

Las escamas dorsales carenadas están dispuestas en 21 filas en medio del cuerpo, pero raramente hay individuos con 19 (1,8% de los casos) o 23 filas (5,4% de los casos) (Saint-Girons y Duguy, 1976). La anchura de las escamas dorsales aumenta en dirección a la cloaca (Mallow *et al.*, 2003). El número de escamas ventrales varía entre 129 y 150, y el número de pares de escamas subcaudales varía entre 24 y 42 (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña, 1978; Bea *et al.*, 1984). La ultraestructura de la cutícula epidérmica de las escamas dorsales (especímenes de Guipúzcoa) presenta arcos transversales simétricos con numerosas fibras paralelas conectadas por puentes transversales (Bea, 1978, 1986).

Las marcas vertebrales y laterales son muy variables, con cuatro patrones distintos (Saint-Girons y Duguy, 1976; Billing, 1983; Braña y Bas, 1983; Bea *et al.*, 1984; Saint-Girons *et al.*, 1986; Brito y Saint-Girons, 2005; Martínez-Freiria y Brito, 2013¹): (1) en el patrón "Clásico", que es el más característico, la coloración de fondo dorsal y lateral es beige o gris claro. En el dorso

hay una banda longitudinal más oscura con marcas negras alternas u opuestas. Estas pueden formar una banda en zigzag bien desarrollada; (2) en el patrón “Bilineata” la banda longitudinal está separada en dos bandas longitudinales dorsolaterales sobre un fondo frecuentemente negro y uniforme; (3) en el patrón “Cantábrica” hay una reducción o total ausencia de la banda longitudinal. El zigzag dorsal es más estrecho y puede ser interrumpido formando bandas negras transversales sobre un fondo gris; (4) el patrón “Uniforme” se caracteriza por una coloración de fondo gris oscura homogénea sin marcas oscuras en el lado dorsal.

Los individuos melánicos son más frecuentes en las áreas de montaña, representando 31% de las poblaciones de la Cordillera Cantábrica y de la Sierra Cabrera y cerca de 85% de las poblaciones portuguesas de las sierras de Soajo y Peneda (Braña y Bas, 1983; Bea et al., 1984; Saint-Girons et al., 1986). Martínez-Freiría et al. (2012) informaron de un 50% de ejemplares melánicos en el Parque Natural de la Baixa Limia-Serra do Xurés (sur de Orense)¹. El lado ventral es menos variable: es gris oscuro o negro con pequeñas manchas blancas en los bordes lateral y posterior de las escamas ventrales. La punta de la cola puede ser amarilla o naranja. El iris es ceniciento oscuro dorado. Las marcas dorsales en la cabeza son dos o tres bandas transversales irregulares entre el hocico y el borde posterior de las parietales y dos bandas oblicuas formando un dibujo en V desconectado (Braña, 1998; Martínez-Freiría y Brito, 2014¹).

Dimorfismo sexual

El dicromatismo sexual es reducido (Shine y Madsen, 1994), pero los machos tienen marcas dorsales y laterales menos anchas y más contrastadas que las hembras (Bea et al., 1984). Cuantitativamente, el número de marcas dorsales es significativamente superior en los machos que en las hembras (Martínez-Freiría y Brito, 2013¹). En el diseño lateral, las hembras presentan con más frecuencia ausencia de diseño, mientras que los machos muestran falta de diseño, diseño de puntos o de barras en frecuencias similares (Martínez-Freiría y Brito, 2013¹). El dimorfismo sexual en la talla también es reducido, pero los machos tienen colas proporcionalmente más largas y anchas (en la parte anterior) que las hembras, representando de media el 13,8% y el 11,3% de la talla total, respectivamente (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña, 1978). En consecuencia, los machos tienen de 27 a 42 pares de escamas subcaudales y las hembras de 23 a 35. El número de escamas ventrales es normalmente mayor en las hembras (132 a 150) que en los machos (126 a 152), pero las diferencias no son significativas en la mayor parte de las poblaciones (Saint-Girons y Duguy, 1976; Saint-Girons, 1978; Braña, 1998; Martínez-Freiría y Brito, 2013¹).

Datos genéticos y bioquímicos

El cariotipo de ejemplares del País Vasco es $2n = 36$, con 16 macrocromosomas y 20 microcromosomas. Los macrocromosomas están constituidos por tres pares grandes (dos metacéntricos y uno submetacéntrico) y cinco pares de menor talla; $NF = 50$ (Saint-Girons y Duguy, 1976; Saint-Girons, 1977). Los híbridos entre *V. seoanei* y *V. aspis* ($2n = 42$) tienen $2n = 39$ cromosomas, con 19 macrocromosomas y 20 microcromosomas (Saint-Girons, 1990a, b).

Los criterios para la identificación y la talla de los tipos celulares básicos de la línea germinal de los machos se presentan en Arrayago y Bea (1986).

Proteínogramas del veneno por electroforesis muestran reducidas diferencias interpoblacionales (Detrait et al., 1990). Por el contrario, la toxicidad del veneno es muy variable (Detrait y Saint-Girons, 1986; Detrait et al., 1990): en las poblaciones del País Vasco y áreas costeras de Cantabria el nivel de toxicidad es reducido (Dosis letal en 50% por 20g ratones: $DL=23,1$ a $23,6$ mg), pero en poblaciones de *V. seoanei cantabrica* la toxicidad es alta y uniforme ($DL=50$: $6,9$ a $9,9$ mg). Las poblaciones de Asturias oriental e Cantabria occidental presentan características intermedias (Saint-Girons et al., 1986). Archundia et al. (2011) indican para *V. seoanei* una DL_{50} media de $9,7$ mg/18-20 g ratón para ejemplares de Portugal¹.

Análisis inmunoelectroforéticos muestran que los porcentajes de antigénicos comunes en los venenos de *V. berus* y *V. aspis* son muy altos para *V. s. seoanei* (70,6% y 64,7%, respectivamente) y *V. s. cantabrica* (76,5% para ambas especies) (Saint-Girons y Detrait, 1978). González (1982) reporta un total de 23 envenenamientos por mordedura de *V. seoanei*

para España entre 1965 y 1980. Un reciente estudio, que usa como base los datos del Ministerio de Sanidad y Política Social de España para el período 1997-2009, registró 1.649 casos de envenenamiento por las especies ibéricas y una mortalidad del 1% (una muerte por año). Este estudio identifica cuatro comunidades autónomas con más de la mitad de todos los casos en el país, siendo Galicia la tercera en importancia, con un 11,66% de los casos (Saz-Parkinson et al., 2012').

Variación geográfica

Fue descrita inicialmente como *Vipera berus seoanei* por Lataste en 1879, pero marcadas diferencias en la morfología externa permitieron su clasificación al nivel específico (Duguy y Saint-Girons, 1976; Saint-Girons y Duguy, 1976). Tradicionalmente se han considerado dos subespecies separadas por áreas de introgresión secundaria, donde individuos morfológicamente distintos y intermedios pueden ser hallados juntos (Bea et al., 1984):

Vipera seoanei seoanei Lataste, 1879

La subespecie nominal se caracteriza por un reducido número de escamas ventrales (machos: $137,3 \pm 3,0$; hembras: $137,9 \pm 3,3$). Es muy polimórfica, con importantes variaciones en el patrón de coloración (incluye los patrones "Clásico", "Uniforme", "Bilineata" y melanismo), en el nivel de fragmentación de las escamas cefálicas y en la toxicidad del veneno. En las poblaciones del País Vasco, Cantabria y áreas costeras y centrales de Asturias, las escamas cefálicas están poco fragmentadas ($16,67 \pm 4,01$ escamas intercantales y intersupraoculares), los individuos tienen frecuentemente el patrón de coloración "Clásico", y el veneno es menos tóxico (Bea et al., 1984; Saint-Girons et al., 1986; Detrait et al., 1990). En las poblaciones de Galicia las escamas cefálicas están más fragmentadas ($22,34 \pm 5,72$ escamas intercantales y intersupraoculares) y el patrón de coloración "Clásico" es menos frecuente (Braña y Bas, 1983; Bea et al., 1984). En los Picos de Europa hay una elevada proporción de individuos con los patrones de coloración "Bilineata" y "Uniforme" y la toxicidad del veneno es intermedia con la subespecie *V. seoanei cantabrica* (Bea et al., 1984; Detrait et al., 1990).

Terra typica: Descrita por habitar "in montibus Gallaecorum et Cantabrorum". Mertens y Muller (1928) restringieron la terra typica a Cabañas, provincia de La Coruña, en base a ejemplares de la colección de Lataste depositados en el British Museum of Natural History (Londres). Sintipos: BM 1946.1.21.44-45 (Mc Diarmid et al., 1999).

Vipera seoanei cantabrica Braña y Bas, 1983

Esta subespecie presenta un número elevado de escamas ventrales (machos: $141,7 \pm 3,0$; hembras: $143,9 \pm 3,5$), las escamas cefálicas son muy fragmentadas ($24,5 \pm 6,65$ escamas intercantales y intersupraoculares), el padrón de coloración más característico es el "Cantábrico" y el veneno presenta niveles elevados de toxicidad. Se encuentra en el norte de León, en el área sudoeste de los Picos de Europa, y en las montañas de Galicia oriental y sudoeste de Asturias (Braña y Bas, 1983; Bea et al., 1984; Detrait et al., 1990; Balado et al., 1995).

Terra typica: El holotipo proviene de Faro, Laurel, provincia de Lugo, y está depositado en la colección de la Sociedad de Ciencias Aranzadi (San Sebastián) con el número 456. Las poblaciones características de esta subespecie están en "la zona leonesa de la Cordillera y precordillera Cantábrica al suroeste de Picos de Europa, alcanzando la Sierra de Caurel y el Macizo Trevinca-Cabrera a través de Ancares-Muniellos-Degaña y Montes de León, respectivamente" (Braña y Bas, 1983).

Martínez-Freiría y Brito (2013) han aportado nuevos datos sobre la variación morfológica de la especie, corroborando la existencia de dos grandes grupos morfológicos con coherencia geográfica atribuibles a las dos subespecies descritas. Las poblaciones portuguesas presentan características intermedias entre ambos grupos: las más occidentales (Paredes de Coura y Castro Laboreiro/Soajo) se englobarían dentro del grupo *seoanei*, mientras que las más orientales (Tourém/Montalegre/Larouco) se incluirían en el grupo *cantabrica*. Este estudio identifica un patrón geográfico de variación morfológica clinal dentro de la especie para rasgos como el número de escamas ventrales, subcaudales, loreales, perioculares e intercantales más intrasupraoculares, con los valores más altos en la Cordillera Cantábrica occidental y los más bajos en las poblaciones costeras y del este. Este patrón geográfico clinal varía acorde con las

condiciones climáticas de temperatura y precipitación del área de distribución de la especie, sugiriendo la existencia de un proceso de radiación adaptativa (Martínez-Freiría y Brito, 2013').

El análisis de marcadores mitocondriales de ejemplares de toda el área de distribución de la especie ha puesto en relieve una escasa estructura genética, con una mayor diversidad de haplotipos en la zona occidental de su distribución (Martínez-Freiría y Brito, 2013'; Martínez-Freiría et al., 2015'). Si bien este estudio confirma la diferenciación de la especie respecto de *V. berus*, rechaza la existencia de dos subespecies, puesto que la estructura genética de la especie parece ser consecuencia de los últimos períodos interglaciares del Pleistoceno. Por lo tanto, la subespecie *V. s. cantabrica* no debería ser considerada válida pues parece tratarse de un ecotipo (Martínez-Freiría y Brito, 2013'; Martínez-Freiría et al., 2015').

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 1-09-2015

Hábitat

Especie típica de áreas de clima atlántico, con inviernos templados y veranos cortos y lluviosos. El hábitat característico de *V. seoanei* es homogéneo en toda su área de distribución: ocupa masas forestales abiertas húmedas (*Quercus robur* y *Q. pyrenaica*), zonas de ecotono entre prados y florestas, y áreas con abundante vegetación basal (*Erica* sp., *Daboecia cantabrica*, *Pteridium* sp. y *Ulex* sp.), que permitan la actividad de termoregulación (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña, 1978, 2002; Bea, 1985; Galán, 1988; Balado et al., 1995; Brito y Crespo, 2002; Mallow et al., 2003). En 105 observaciones de *V. seoanei* de Galicia, 34% eran en matorrales de *Erica* sp. y *Ulex* sp., 18% en matos de transición entre fincas, 13% in prados y cultivos, 10% en áreas rupícolas, 5% en Bosques de hoja caduca, y 3% en áreas rocosas y arenales costeros (Galán, 1988). En el País Vasco francés ocupa sustratos de hojas y helechos secos en la primavera, mientras en verano frecuentemente ocupa praderas húmedas, apareciendo raramente en sustratos rocosos desnudos (Saint-Girons y Duguy, 1976). No hay registros de actividad arbórea, pero el 7% de las observaciones en Galicia eran entre los 50 y los 110 cm de altura, normalmente en praderas húmedas y turberas (Galán, 1988). Aparece menos frecuentemente en áreas rocosas que las otras víboras europeas (Saint-Girons, 1975a), y utiliza las rocas para refugio menos frecuentemente que las otras especies de serpientes (Galán, 1988).

Abundancia

En España es una de las serpientes más abundantes de la cordillera Cantábrica y localmente puede ser muy abundante (Bas, 1983; Bea, 1985; Saint-Girons et al., 1986; Braña, 2002). En Portugal aparece en poblaciones localizadas aunque es moderadamente abundante (Brito y Álvares, datos no publicados).

Estatus de conservación

Categoría global UICN (2008): Preocupación Menor LC (Pleguezuelos et al., 2009)². Evaluada anteriormente también como Preocupación Menor LC (Pleguezuelos et al., 2006).¹

Categoría UICN España (2002): Preocupación Menor LC (Braña, 2002).

En Portugal está considerada "En Peligro" (Oliveira et al., 2006). El estatuto de conservación en Portugal resulta de la pequeña extensión de presencia y área de ocupación de esta especie en ese país (menos de 5.000 y 500 km², respectivamente), alto nivel de fragmentación en sus poblaciones, y declive continuo en la calidad de sus hábitats (Oliveira et al., 2006).

Amenazas

El principal factor de amenaza es la destrucción de los hábitats debida a la intensificación de la agricultura, con la destrucción de los márgenes de los bosques y muros de piedra, la plantación extensiva de *Pinus* y *Eucalyptus*, y el incendio continuado de matorrales (Barbadillo et al., 1999; Galán, 1999). Las poblaciones más meridionales están aisladas y localizadas en pequeñas áreas de hábitat adecuado (Bea, 1985; Braña, 1997; Brito y Álvares, datos no publicados), en algunos casos debido a destrucción de hábitats por la progresiva mecanización

de la agricultura y el aumento de las áreas agrícolas extensivas (Bea, 1985). En Francia, las poblaciones están aisladas y algunas se extinguirán debido a la destrucción de hábitats para urbanizaciones en las áreas al sur de Saint-Jean-Luz (Saint-Girons, 1989).

La persecución directa y los atropellos en las carreteras son factores de amenaza adicionales para esta víbora (Barbadillo et al., 1999; Galán, 1999; Brito y Álvares, 2004).

La tabla 1 recoge datos de mortalidad por atropello en carretera³.

Tabla 1. Mortalidad por atropello en carreteras de España³.

Area	Periodo	Nº <i>V. seoanei</i>	Nº total reptiles	Referencia
España		14	1796	López Redondo y López Redondo (1992)
España	1990-1992	14	2714	PMVC (2003)
Asturias		13	159	Barragán Fernández (1992)
Cantabria		2	23	Bahillo Martín y Orizaola Pereda (1992)
Burgos	2005	2	176	Martínez-Freiría y Brito (2012)

Sobre los efectos del cambio climático, ver Distribución geográfica.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-09-2008; 2. Alfredo Salvador. 24-11-2009; 3. Alfredo Salvador. 1-09-2015

Distribución geográfica

Es casi un endemismo Ibérico, estando presente en el noroeste de Portugal, norte de España y en áreas pequeñas y localizadas del extremo sudoeste de Francia.

En Portugal se encuentra en tres poblaciones aisladas en las montañas de Paredes de Coura, Castro Laboreiro/Soajo y Tourém/Montalegre/Larouco (Crespo y Sampaio, 1994; Godinho et al. 1999; Ferrand de Almeida et al. 2001; Brito y Crespo, 2002; Brito, 2008²), entre los 300 m y los 1.200 m de altitud, pero el 81% de las localizaciones están por encima de los 900 m (Brito y Álvares, datos no publicados). En España, está presente en casi toda Galicia, áreas costeras de Cantabria, áreas de montaña de clima Atlántico del norte de León, Palencia, Burgos, Álava y Navarra, y también en el extremo occidental de Zamora (Braña y Bea, 1997; Braña, 2002; Asensi Cabrita, 2011³; Martínez-Freiría y Brito, 2013³). Se encuentra desde el nivel del mar hasta los 1.900 m de altitud en la cordillera Cantábrica (cerca del Pico Tiatordos, Braña, 1997), pero es más frecuente por debajo de los 1.500 m debido a la calidad de los hábitats (Braña, 2002). En Francia se conoce en una estrecha banda de 10 por 60 km en los Pirineos Occidentales, con localizaciones en cuatro sectores: 1) en la costa Atlántica hasta Saint-Jean-de-Luz; 2) bosque de Sare, Rhune oriental; 3) alto valle de Aldudes; 4) Macizo de Irati y Artxilondo (Duguy, 1975; Saint-Girons y Duguy, 1976; Saint-Girons, 1989; Boudarel et al., 1993; Pottier et al., 2001). Se encuentra hasta los 1.160 m en el valle Iratiko Eureka del Macizo de Irati (Pottier et al., 2001).

El área de distribución es esencialmente parapátrica con la distribución de las otras víboras Ibéricas (*V. latastei* y *V. aspis*), lo que es un patrón típico de los vipéridos europeos (Saint-Girons, 1980a). Hay diversas áreas de contacto conocidas entre *V. seoanei* y *V. aspis*, como en el alto valle del río Ebro (norte de Burgos) y en el País Vasco (Bea, 1985; Duguy et al., 1979; Barbadillo, 1983; Boudarel et al., 1993; Tejado Lanseros y Potes Gordo, 2005¹; Martínez et al., 2006; Martínez-Freiría et al., 2008¹).

Las áreas de contacto entre *V. seoanei* y *V. latastei* son raras y conocidas solamente en dos localidades del noroeste de Portugal (área de transición entre las sierras de Peneda y Soajo, y en el valle del río Bredo cerca de Pitões das Júnias), y en el alto valle del río Ebro (Barbadillo, 1983; Brito y Crespo, 2002). No se conocen áreas de contacto entre *V. seoanei* y *V. latastei* en los Pirineos (Duguy et al., 1979). Cuando se analiza las áreas de contacto a microescala se observa que no hay una simpatria verdadera entre estas víboras. No hay registros de una especie dentro del área de distribución de la otra especie, y ambas especies pueden estar apartadas desde decenas de metros hasta 5 km, sin aparecer poblaciones mixtas (Saint-Girons

y Duguy, 1976; Duguy et al., 1979; Bea, 1985; Boudarel et al., 1993; Brito y Crespo, 2002; Martínez et al., 2006).

Hay una mezcla de factores topográficos, climáticos y de hábitat que predicen la presencia de *V. seoanei*, *V. aspis* y *V. latastei* en la cabecera del valle del Ebro. Algunos factores favorecen la exclusión espacial de especies mientras que otros permiten el contacto entre especies (Martínez et al., 2006, Martínez-Freiria et al., 2008).¹

A macroescala, la distribución parece estar modelada por factores climáticos, pues *V. seoanei* se encuentra en áreas de clima atlántico, con inviernos templados y veranos cortos y lluviosos, *V. latastei* en las áreas de clima mediterráneo, con veranos secos y calientes, y *V. aspis* en diversos tipos de clima, pero generalmente en áreas intermedias entre los climas atlántico y mediterráneo. Las diferentes preferencias climáticas de cada víbora se observan a microescala en las áreas de contacto, pues *V. seoanei* aparece en las laderas orientadas al norte y oeste, que son más húmedas y frescas y con abundante vegetación de características atlánticas (*Quercus robur* y *Q. pyrenaica*), mientras *V. latastei* y *V. aspis* aparecen en las laderas más secas orientadas al sur con vegetación mediterránea continental (*Quercus suber* and *Q. ilex*) (Saint-Girons y Duguy, 1976; Duguy et al., 1979; Bea, 1985; Boudarel et al., 1993; Brito y Crespo, 2002; Martínez et al., 2006).

Un estudio reciente usando modelos de nicho ecológico para predecir el rango de distribución de la especie en escenarios de cambio climático, prevé la total desaparición de sus condiciones ambientales favorables en el año 2020 (Carvalho et al., 2010)³. Bajo escenarios climáticos disponibles para el siglo XXI, los modelos proyectan contracciones en la distribución potencial actual de la especie entre un 97% y un 99% en 2041-2070 (Araújo et al., 2011)³.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 4-09-2008; 2. Alfredo Salvador. 24-11-2009; 3. Alfredo Salvador. 1-09-2015

Ecología trófica

V. seoanei es un predador diurno de estrategia al acecho que rara vez busca activamente las presas. Las presas más comunes en la dieta son los micromamíferos, principalmente roedores pero también insectívoros. Otras presas incluyen los reptiles, generalmente los lacértidos *Podarcis*, *Iberolacerta* y *Zootoca*, pero también *Anguis fragilis*, los anfibios, principalmente *Salamandra salamandra* y ocasionalmente *Rana*, y también volantes. Los invertebrados, como los artrópodos sólo son consumidos marginalmente (Tabla 2) (Braña, 1978; Saint-Girons, 1983; Braña et al., 1988; Galán, 1988; Bea et al., 1992). Los micromamíferos representan 89% de la biomasa total ingerida (41% para los Microtinae, 22% para los Murinae y 10% para los Soricidae), mientras los anfibios, reptiles y aves representan una fracción marginal (3, 5 y 3%, respectivamente), tanto para víboras juveniles como adultas (Braña et al., 1988). No hay diferencias sexuales en la composición de la dieta (Braña et al., 1988).

Hay cambios ontogénicos en la composición de la dieta: las víboras juveniles consumen más frecuentemente anfibios y reptiles que los adultos (Braña, 1978; Saint-Girons, 1980c; Braña et al., 1988). Aunque los micromamíferos son la presa más común en la dieta de las víboras juveniles, estos están representados principalmente por especies de pequeña talla (insectívoros), mientras las víboras adultas consumen más frecuentemente micromamíferos de mayor talla, como los Microtidae (Braña et al., 1988). En realidad, las víboras juveniles sólo empiezan a consumir mamíferos insectívoros cuando la talla total alcanza los 23-25 cm, durante el segundo año de vida (Saint-Girons, 1980c), y los mamíferos sólo son consumidos de inmediato cuando la talla es mayor de 35-40 cm de longitud corporal (Bea et al., 1992).

La actividad de alimentación cambia durante el ciclo anual de actividad de acuerdo con el sexo, edad, estado reproductor y cambio de piel (Saint-Girons, 1979). El período de alimentación tiene lugar entre abril y septiembre. Los machos adultos empiezan a comer después de la reproducción, desde finales de abril o inicio de mayo, con el consumo máximo de presas entre junio y julio. La última alimentación ocurre a finales de agosto o principios de septiembre. Las hembras adultas empiezan a comer desde inicios de abril hasta finales de septiembre. Las hembras reproductoras presentan un consumo máximo de presas en mayo y junio, pero paran de comer a finales de julio. Las hembras no reproductoras consumen presas de una forma continua, pero presentan un consumo máximo de presas en junio y agosto (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña et al., 1988; Bea et al., 1992). En cautividad, los machos adultos pueden

consumir de tres a siete presas al año (media de cinco), las hembras reproductoras entre tres y seis presas (media de cuatro), y las hembras no reproductoras de tres a 13 presas al año (media de ocho) (Saint-Girons, 1980c). La actividad trófica, medida como el porcentaje de individuos con presas en el estómago, muestra que las hembras no reproductoras consumen presas más frecuentemente (75%), seguidas por los machos adultos (64%), las víboras juveniles (51%) y las hembras reproductoras (34%) (Braña et al., 1988).

Tabla 2. Composición taxonómica de la dieta de *Vipera seoanei* de acuerdo con Braña et al. (1988) (1) y Galán (1988) (2).

	Región Cantábrica (1)	Galicia (2)
<i>Chioglossa lusitanica</i>	0,85	
<i>Salamandra salamandra</i>	2,54	3,33
<i>Salamandridae</i> indeterminados	1,69	
<i>Rana</i> sp. (grupo <i>temporaria</i>)	0,85	6,67
Anfibios indeterminados	3,39	
Total Anfibios	9,32	10
<i>Iberolacerta</i> sp.	3,39	
<i>Zootoca vivipara</i>	0,85	
<i>P. muralis</i> , <i>P. bocagei</i> y <i>Podarcis</i> sp.	4,24	3,33
<i>Anguis fragilis</i>	5,08	3,33
Total Reptiles	13,56	6,67
<i>Passeriformes</i> indeterminados (pollos)	4,24	
<i>Passeriformes</i> indeterminados (adultos)	0,85	
Total Aves	5,08	
<i>Sorex coronatus</i> y <i>Sorex</i> sp.	7,63	
<i>Crociodura russula</i> y <i>Crociodura</i> sp.	3,39	3,33
<i>Soricidae</i> indeterminados	7,63	
<i>Apodemus</i> sp.	8,47	10
<i>Mus domesticus</i>	1,69	
<i>Rattus norvegicus</i> (juv.)	0,85	
<i>Muridae</i> indeterminados	1,69	3,33
<i>P. lusitanicus</i> y <i>Pitymys</i> sp.	20,34	26,68
<i>Microtus agrestis</i>	2,54	10
<i>Microtus arvalis</i>	0,85	
<i>Microtus</i> sp.	3,39	
<i>Microtidae</i> indeterminados	5,08	16,68
<i>Rodentia</i> indeterminados	5,08	
Micromamíferos indeterminados	3,39	13,33
Total Mamíferos	72,03	83,33
Nº de ejemplares	199	—
Nº de presas	118	30
Individuos con presa (%)	91 (45,73)	—

Biología de la reproducción

Los machos tienen un ciclo espermatogénico de tipo “mixto” (Saint-Girons, 1976, 1982, 1992; Saint-Girons y Duguy, 1976), también conocido como de Tipo IIA (Schuett, 1992): la espermatogénesis se inicia en el verano, se detiene durante la hibernación y se completa en la primavera del año siguiente. Hay espermatozoides en los vasos deferentes durante todo el año, pero su número aumenta entre octubre y abril (Saint-Girons y Duguy, 1976). Los emparejamientos ocurren en la primavera, desde finales de marzo hasta inicios de mayo. Hay registros de actividad sexual por parte de los machos en otoño, pero no hay observaciones de cópulas en este período (Saint-Girons y Duguy, 1976; Balado *et al.*, 1995; Braña, 1997).

Las hembras tienen un ciclo vitelogénico postnupcial (Saint-Girons, 1992), en que el desarrollo de los folículos se inicia a una tasa reducida entre el final del verano y el inicio de la hibernación, y se completa en la primavera del año siguiente cuando alcanzan la talla adecuada para la ovulación. La fecha de ovulación sigue constante en cada año, finales de mayo hasta inicios de junio, y los partos tienen lugar desde mediados de agosto hasta finales de octubre, dependiendo de las condiciones climáticas (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña, 1978). La proporción de hembras que no se reproduce en cada año aumenta con la latitud y/o altitud, siendo el ciclo reproductor bienal lo más común en estas regiones (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña, 1978). Sin embargo, en años con condiciones climáticas muy favorables, los partos pueden ser anticipados, permitiendo a las hembras adquirir una buena condición corporal antes de la hibernación, y subsecuentemente reproducirse en el año siguiente (Saint-Girons, 1979).

En Asturias, el número de víboras por parto varía entre tres y 10 (media de 5,95) y está correlacionado con la talla y edad de las hembras (Braña, 1978). En siete hembras capturadas en el País Vasco, la fecundidad varió entre tres y ocho víboras (media de cinco), y los recién nacidos pesaban entre 4,1 y 6,0 g (media de 5,1 g) (Saint-Girons y Duguy, 1976). La talla total de los recién nacidos es de media 19,0 cm, y el peso de las crías es de media 35,0 g, representando cerca del 50,7% del peso de la hembra (Saint-Girons y Naulleau, 1981).

Aunque nunca se han encontrado híbridos entre *V. seoanei* y *V. aspis* y/o *V. latastei* en la naturaleza (Saint-Girons y Duguy, 1976; Braña, 1978; Duguy *et al.*, 1979; Bea *et al.*, 1984; Brito y Crespo, 2002), pueden ser obtenidos en cautividad con relativa facilidad (Saint-Girons, 1990a,b). El análisis morfológico de 13 híbridos de las crías de tres hembras (macho *V. aspis* x hembra *V. seoanei*), muestra que los individuos tienen una apariencia intermedia entre los progenitores: el número de escamas ventrales, escamas subcaudales y de filas de escamas suboculares es próximo al de *V. aspis*, mientras el número de escamas cefálicas y perioculares es próximo al de *V. seoanei* (Saint-Girons, 1990a). Estos híbridos son fértiles, y el análisis de cinco híbridos F2 provenientes de un retrocruzamiento (macho híbrido x hembra *V. aspis*), muestra que los híbridos F2 se aparentan más con los híbridos F1 que con *V. aspis* (Saint-Girons, 1990a).

La observación en cautividad del comportamiento de cópula de parejas mixtas (macho *V. aspis* x hembra *V. seoanei*), muestra que durante la fase que precede a la cópula, los machos normalmente paran la actividad sexual después de lengüetear sobre el dorso de la hembra (Saint-Girons, 1975b). Algunas sustancias lipídicas producidas a nivel de la piel son parte de un mecanismo químico de reconocimiento sexual e interespecífico para prevenir la aparición de cópulas interespecíficas (Gabe y Saint-Girons, 1967). En los raros casos en que las cópulas interespecíficas tienen lugar, los machos estaban muy motivados y se inician los comportamientos de cortejo preliminares. La coexistencia de hembras de diferentes especies en refugios nocturnos, rara en la naturaleza o forzada en cautividad, puede impregnar las hembras de una especie con los olores de hembras de la otra especie, facilitando la existencia de cópulas interespecíficas (Saint-Girons, 1975b).

Estructura y dinámica de poblaciones

Estudios esqueletocronológicos muestran una fase de crecimiento rápida desde el nacimiento hasta la madurez sexual. Los recién nacidos varían entre 15 y 18 cm de talla corporal al final del año de nacimiento, y alcanzan la madurez sexual con 32 - 38 cm, entre los cuatro y cinco años de edad. Después de la madurez sexual, la tasa de crecimiento disminuye, y las víboras con ocho años miden 42 cm, y con 10 años miden 44 cm. La longevidad es de 13 años (Braña, 1978). El sex-ratio es idéntico a 1 en crías y víboras juveniles, mientras los machos adultos son más frecuentemente capturados que las hembras adultas (Braña, 1978).

Interacciones con otras especies

Se han descrito ejemplares con morfología intermedia con *V. aspis* en las zonas de contacto entre ambas especies en el País Vasco y Navarra (Duguy *et al.*, 1979). En la zona de contacto del Alto Ebro (prov. Cantabria y Burgos), algunos ejemplares clasificados como *V. seoanei* sobre la base de caracteres morfológicos han resultado más afines filogenéticamente a *V.*

aspis, y además se ha descrito un ejemplar híbrido entre *V. seoanei* y *V. latastei* (Tarroso et al., 2014)¹.

Estrategias antidepredatorias

La principal estrategia antidepredatoria de *V. seoanei* es el mimetismo. Su patrón de coloración gris con una banda dorsal en zigzag le proporciona un elevado grado de camuflaje, especialmente en las zonas de matorrales de brezos, tojos y genistas. Su comportamiento típicamente sedentario y muy discreto también contribuye para que quede desapercibida. Cuando es detectada opta por la huida, pero si es capturada o acorralada, entonces emite silbidos amenazadores y muerde con vigor. La velocidad de huida y el vigor en la mordedura están condicionados por la temperatura del aire (Brito, observ. personales).

Depredadores

En Asturias hay evidencias de depredación sobre *V. seoanei cantabrica* por *Buteo buteo*, *Vulpes vulpes*, y gatos asilvestrados (Braña, 1997). En Galicia, restos de *V. seoanei* han sido encontrados en excrementos de *Lutra lutra* y *Genetta genetta* (Callejo et al., 1979; Calviño et al., 1984), mientras en los Ancares (Lugo), se encontraron restos en excrementos de *Felis silvestris* (Gutián y Bermejo, 1989).

Se ha encontrado un ejemplar de *V. seoanei* en el contenido estomacal de un ejemplar de culebrera europea (*Circaetus gallicus*) encontrado muerto tras colisionar con un aerogenerador en la sierra del Suido en Pontevedra (Acuña Rodríguez et al., 2013)¹.

Se ha observado en la Serra do Xurès (Ourense) un caso de depredación de *V. seoanei* por *Coronella austriaca* (Pardavila et al., 2012)¹.

Parásitos y patógenos

No hay datos sobre parásitos ni patógenos en *V. seoanei*.

Otras contribuciones. 1. Alfredo Salvador. 1-09-2015

Actividad

El periodo de actividad anual se extiende desde marzo hasta octubre, con actividad continua entre Abril y Setiembre (Braña et al., 1988; Galán, 1988). La actividad invernal es rara, apenas 3% de 105 observaciones en Galicia ocurrieron entre noviembre y febrero (Galán, 1988). Sin embargo, los machos adultos pueden ser hallados activos durante los últimos días de invierno, pues terminan la hibernación antes que las hembras (Saint-Girons y Duguy, 1976). Es una especie diurna, pero en verano la actividad es bimodal con un período de inactividad durante las horas centrales del día (Galán, 1988). La actividad nocturna es común durante los días más calientes del verano (Saint-Girons, 1975a; Galán, 1988).

Los ciclos de mudas son regulares, pero se diferencian de acuerdo con el sexo, edad y estado reproductor de las víboras (Saint-Girons y Duguy, 1976; Saint-Girons, 1980b). Los machos adultos cambian la piel dos veces al año, la primera muda es post nupcial y ocurre a finales de mayo o inicio de junio, mientras la segunda ocurre en agosto. Las hembras adultas también cambian la piel dos veces al año, las hembras reproductoras a finales de junio y finales de agosto, y las hembras no reproductoras a inicios de junio y finales de julio. Algunas hembras no-reproductoras y los juveniles cambian la piel tres veces al año, a inicios de mayo, finales de junio e inicio de agosto (Saint-Girons, 1980b). Después del cambio de la piel, normalmente ocurre un período de alimentación (Saint-Girons, 1979).

Biología térmica

La temperatura cloacal de las víboras durante las primeras horas de termorregulación matinal varía entre 24-27°C, pero puede subir hasta los 32°C, mientras la temperatura corporal óptima es de 30°C (Saint-Girons, 1975a; Saint-Girons y Duguy, 1976). La temperatura también es muy

importante para la digestión: por debajo de los 15°C las presas son regurgitadas, a 15°C la digestión se completa en 15 días, a 20°C la digestión dura 5 días, mientras arriba de los 25°C la digestión se completa en dos o tres días (Naulleau, 1982).

Dominio vital

No hay datos sobre dominios vitales en *V. seoanei*.

Bibliografía

- Acuña Rodríguez, A., Martínez-Freiría, F., Velo-Antón, G. (2013). Ingesta de tres especies de herpetos (*Bufo calamita*, *Anguis fragilis*, *Vipera seoanei*) por un ejemplar de águila culebrera (*Circaetus gallicus*) abatido en un parque eólico. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 24 (1): 59-60.
- Araújo, M. B., Guilhaumon, F., Rodrigues Neto, D., Pozo Ortego, I., Gómez Calmaestra, R. (2011). *Impactos, vulnerabilidad y adaptación de la biodiversidad española frente al cambio climático*. 2. Fauna de vertebrados. Dirección general de medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid. 640 pp.
- Arrayago, M. J., Bea, A. (1986). *Atlas de Citología e Histología del Aparato Reproductor Masculino de los Anfibios y Reptiles del País Vasco*. Editorial Eusko-lkaskuntza.
- Asensi Cabrita, M. (2011). *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Pp. 100-101. En: Asensi Cabrita, M. (Coord.). *Atlas de Anfibios e Réptiles de Galicia*. Sociedade Galega de Historia Natural. Santiago de Compostela.
- Bahillo Martín, M., Orizaola Pereda, G. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Cantabria. Septiembre 1.991. Pp. 110-114. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Balado, R., Bas, S., Galán, P. (1995). *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Pp. 164-165. In: *Atlas de Vertebrados de Galicia. Tomo I. Peixes, Anfibios, Réptiles e Mamíferos*. Consello da Cultura Galega, Santiago de Compostela.
- Barbadillo, L. J. (1983). Sobre la distribución de anfibios y reptiles en la provincia de Burgos. *Butlletí Sociedade Catalana Ictiologia Herpetologia*, 5: 10-17.
- Barbadillo, L. J., Lacomba, J. I., Pérez-Mellado, V., Sancho, V., López-Jurado, L. F. (1999). *Anfibios y Reptiles de la Península Ibérica, Baleares y Canarias*. GeoPlaneta, SA, Barcelona.
- Barragán Fernández, B. (1992). Informe provisional del seguimiento de la mortalidad de vertebrados en las carreteras de Asturias. Septiembre 1.991. Pp. 101-109. Tomo I. *I Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.
- Bas, S. (1983) *Atlas Provisional de los Vertebrados Terrestres de Galicia. Parte I. Anfibios y Reptiles*. Universidad de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Bea, A. (1978). Contribución a la sistematica de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Reptilia, Viperidae). I. Ultraestructura de la cutícula de las escamas. *Butlletí do Instituto Catalano d'Historia Natura*, 42: 107-118.
- Bea, A. (1985). La repartición de las víboras *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758) y *Vipera seoanei* (Lataste, 1879), en el País Vasco. *Ciencias Naturales*, 2: 7-20.
- Bea, A. (1986). A general review of the dorsal scales' microornamentation in *Vipera* species (Reptilia: Viperidae). Pp. 367-372. In: *Studies in Herpetology*, Rocek, Z. (ed.). Charles University, Prague.

Bea, A., Bas, S., Braña, F., Saint-Girons, H. (1984). Morphologie comparée et repartition de *Vipera seoanei* (Lataste, 1879), en Espagne. *Amphibia-Reptilia*, 5: 395-410.

Bea, A., Braña, F., Baron, J.P., Saint-Girons, H. (1992). Régimes et cycles alimentaires des Vipères Européennes (Reptilia, Viperidae). *Année Biologique*, 31: 25-44.

Billing, H. (1983). Polymorphismus bei *Vipera berus seoanei*. *Herpetofauna*, 24: 31-33.

Boudarel, P., Haffner, P., Hippolyte, J., Leconte, M. (1993). A propos de la présence de la Vipère de seoane (*Vipera seoanei* Lataste, 1879) (Ophidia, Viperidae) en Haute Vallée des Aldudes (Pays-Basque, Pyrénées-Atlantiques) et de sa limite orientale en Pyrénées. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 65-66: 15-21.

Braña, F. (1978). Algunos datos sobre morfología y biología de *Vipera seonei* Lataste 1878 en Asturias. *Supl. Cien. Bol. Idea*, 23: 143-153.

Braña, F. (1998). *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Pp. 489-497. In: *Reptiles* Salvador, A. (coord.), *Fauna Ibérica*. Vol. 10, Ramos, M.A. et al.(eds). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Madrid.

Braña, F. (2002). *Vipera seoanei*. Pp. 301-302. In: *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*, Pleguezuelos, J.M., Márquez, R. & Lizana, M. (eds). Dirección General de Conservación de la Naturaleza e Asociación Herpetológica Española, Madrid.

Braña, F., Bas, S. (1983). *Vipera seoanei cantabrica* ssp. n.. *Munibe*, 35: 87-88.

Braña, F., Bea, A. (1997) *Vipera seoanei*. Pp. 291-293. In: *Distribución y Biogeografía De Los Anfibios y Reptiles En España y Portugal*, Pleguezuelos, J.M. (ed.). Asociación Herpetológica Española, Granada.

Braña, F., Bea, A., Saint-Girons, H. (1988). Composición de la dieta y ciclos de alimentación en *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Variaciones en relación con la edad y el ciclo reproductor. *Munibe*, 40: 19-27.

Brito, J. C. (2008). *Vipera seoanei* Lataste, 1879. Pp. 184-185. En: Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M. A., Paulo, O. S. (Eds.). *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal*. Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa. 257 pp.

Brito, J.C., Álvares, F. (2004). Patterns of road mortality in *Vipera latastei* and *V. seoanei* from northern Portugal. *Amphibia-Reptilia*, 25: 459-465.

Brito, J.C., Crespo, E.G. (2002). Distributional analysis of two vipers (*Vipera latastei* and *V. seoanei*) in a potential area of sympatry in the Northwestern Iberian Peninsula. Pp. 129-138. In: *Biology of the Vipers*, Schuett, G.W., Höggren, M., Douglas, M.E. & Greene, H.W. (eds.). Eagle Mountain Publishing.

Brito, J. C., Saint-Girons, H. (2005). *Vipera (Peliás) seoanei* Lataste, 1879 – Seoanes Viper, Spanische Viper, Spanische Kreuzotter. Pp. 355-374. En: Joger, U., Stümpel, N. (Eds.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 3/IIB. Schlangen (Serpentes). III. Viperidae. Aula Verlag, Wiebelsheim.

Callejo, A., Guitián, J., Bas, S., Sánchez, J. L., de Castro, A. (1979). Primeros datos sobre la dieta de la nutria, *Lutra lutra* (L.), en aguas continentales de Galicia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 6: 191-202.

Calviño, F., de Castro, A., Canais, J. L. S., Guitián, J., Bas, S. (1984). Regimen alimenticio de la gineta, *Genetta genetta* L., en Galicia, Noroeste de la península Ibérica. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 13: 29-41.

Carvalho, S. B., Brito, J. C., Crespo, E. J., Possingham, H. P. (2010). From climate change predictions to actions—conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, 16 (12): 3257-3270.

Crespo, E. G., Sampaio, L. (1994). *As Serpentes de Portugal*. I.C.N., Lisboa.

Detrait, J., Bea, A., Saint-Girons, H., Choumet, V. (1990). Les variations géographiques du venin de *Vipera seoanei* Lataste (1879). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 115: 277-285.

Detrait, J., Saint-Girons, H. (1986). European viper's venoms: toxicity and immunology. Pp. 631-636. In: *Studies in Herpetology*, Rocek, Z. (ed.). Charles University, Prague.

Duguy, R. (1975). Une vipère nouvelle pour la France: *Vipera berus seoanei* Lataste 1879. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 100: 395-397.

Duguy, R., Saint-Girons, H. (1976). Le statut de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 101: 729-730.

Duguy, R., Martínez-Rica, J.P., Saint-Girons, H. (1979). La répartition des vipères dans les Pyrénées et les régions voisines du nord de l'Espagne. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 115: 359-377.

Ferrand de Almeida, N., Ferrand de Almeida, P., Gonçalves, H., Sequeira, F., Teixeira, J., Ferrand de Almeida, F. (2001). *Anfíbios e Répteis de Portugal*. FAPAS, Câmara Municipal do Porto, Porto.

Gabe, M., Saint-Girons, H. (1967). Données histologiques sur le tégument et les glandules épidermoïdes céphaliques des Lépidosauriens. *Acta Anat.*, 67: 571-594.

Galán, P. (1988). Segregación ecológica en una comunidad de ofidios. *Doñana Acta Vertebrata*, 15: 59-78.

Galán, P. (1999). *Conservación de la Herpetofauna Gallega*. Universidade da Coruña, La Coruña.

Galán, P., Fernández-Arias, F. (1993). *Anfíbios e Réptiles de Galicia*. Edicións Xerais, Vigo.

Godinho, R., Teixeira, J., Rebelo, R., Segurado, P., Loureiro, A., Álvares, F., Gomes, N., Cardoso, P., Camilo-Alves, C., Brito, J.C. (1999). Atlas of the continental Portuguese herpetofauna: an assemblage of published and new data. *Revista Española de Herpetología*, 13: 61-82.

González, D. (1982). Clinical aspects of bites by viper in Spain. *Toxicon*, 20: 349-353.

Gutián, J., Bermejo, T. (1989). Nota sobre dietas de carnívoros e índices de abundancia en una Reserva de Caza del norte de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 16: 319-324.

Herrmann, H.-W., Joger, U. (1997). Evolution of viperine snakes. Pp. 43-61. In: *Venomous Snakes. Ecology, Evolution and Snakebite*, Thorpe, R.S., Wüster, W. & Malhotra, A. (eds.). The Zoological Society of London, Oxford.

Lataste, F. (1879). Diagnose d'une vipère nouvelle d'Espagne. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 4: 132.

Lenk, P., Kalyabina, S., Wink, M., Joger, U. (2001). Evolutionary relationships among the True Vipers (Reptilia: Viperidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19: 94-104.

López Redondo, J., López Redondo, G. (1992). Aproximación a los primeros resultados globales provisionales del PMVC. Pp. 22-34. Tomo I. *Jornadas para el Estudio y Prevención de la Mortalidad de Vertebrados en Carreteras*. Coordinadora de Organizaciones de Defensa Ambiental. Madrid.

Mallow, D., Ludwig, D., Nilson, G. (2003). *True Vipers. Natural History and Toxinology of Old World Vipers*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.

Martínez-Freiría, F., Brito, J. C. (2012). Quantification of road mortality for amphibians and reptiles in Hoces del Alto Ebro y Rudrón Natural Park in 2005. *Basic and Applied Herpetology*, 26: 33-42.

Martínez-Freiria, F., Brito, J. C. (2013). Integrating classical and spatial multivariate analyses for assessing morphological variability in the endemic Iberian viper *Vipera seoanei*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 51 (2): 122-131.

Martínez-Freiria, F., Brito, J. C. (2014). *Vipera seoanei* (Lataste, 1879). Pp. 942-956. En: Salvador, A. (Coordinador). *Reptiles, 2ª edición revisada y aumentada*. Fauna Ibérica, vol. 10. Ramos, M. A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid. 1367 pp.

Martínez, F., Brito, J. C., Lizana Avia, M. (2006). Intermediate forms and syntopy among vipers (*Vipera aspis* and *V. latastei*) in northern Iberian Peninsula. *Herpetological Bulletin*, 97: 14-18.

Martínez-Freiria, F., Sillero, N., Lizana, M., Brito, J. C. (2008). GIS-based niche models identify environmental correlates sustaining a contact zone between three species of European vipers. *Diversity and Distributions*, 14 (3): 452-461.

Martínez-Freiria, F., Velo-Antón, G., Brito, J. C. (2015). Trapped by climate: interglacial refuge and recent population expansion in the endemic Iberian adder *Vipera seoanei*. *Diversity and Distributions*, 21 (3): 331-344.

Mc Diarmid, R. W., Campbell, J. A., Touré, T. A. (1999). *Snake species of the world. A taxonomic and geographic reference*. The Herpetologist' League, Washington DC.

Mertens, R., Muller, L. (1928). Liste der amphibian und reptilian Europas. *Abh. Senck. Naturf. Ges.*, 41: 1-62.

Naulleau, G. (1982). Action de la temperature sur la digestion chez les vipères espagnoles du genre *Vipera*. *Publicaciones Centro Pirenaico Biología Experimental*, 13: 89-94.

Oliveira, M. E., Brito, J. C., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Loureiro, A., Martins, H. R., Pargana, J., Paulo, O. S., Rito, P., Teixeira, J. (2006). *Vipera seoanei*. En: *Livro Vermelhos dos Vertebrados de Portugal*, Cabral, M. J. et al. (eds.). I.C.N., Lisboa.

Pardavila, X., Lamosa, A., Martínez-Freiria, F. (2012). Primera cita de depredación de *Coronella austriaca* sobre *Vipera seoanei*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 23 (1): 60-61.

Pleguezuelos, J., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Márquez, R., Cheylan, M., Geniez, P. (2006). *Vipera seoanei*. En: IUCN 2007. *2007 IUCN Red List of Threatened Species*. <www.iucnredlist.org>.

Pleguezuelos, J. M., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Márquez, R., Cheylan, M., Geniez, P., Martínez-Solano, I. (2009). *Vipera seoanei*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>.

PMVC. (2003). *Mortalidad de vertebrados en carreteras*. Documento técnico de conservación nº 4. Sociedad para la Conservación de los Vertebrados (SCV). Madrid. 350 pp.

Pottier, G., Arlot, P., Dohogner, R., Vacher, J.-P. (2001). Nouvelles données sur la distribution de la Vipère de Seoane *Vipera seoanei* Lataste, 1879 (Ophidia, Viperidae) en France. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 99: 37-44.

Saint-Girons, H. (1975a). Observations préliminaires sur la thermorégulation des vipères d'Europe. *Vie et Milieu*, 25: 137-168.

Saint-Girons, H. (1975b). Coexistence de *Vipera aspis* et de *Vipera berus* en Loire Atlantique: un problème de compétition interspécifique. *La Terre et la Vie*, 29: 590-613.

Saint-Girons, H. (1976). Les différents types de cycles sexuels des mâles chez les vipères européennes. *C.R. Académie des Sciences*, 282: 1017-1019.

Saint-Girons, H. (1977). Caryotypes et évolution des vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 102: 39-49.

- Saint-Girons, H. (1978). Morphologie externe comparée et systématique des vipères d'Europe (Reptilia, Viperidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 85: 565-595.
- Saint-Girons, H. (1979). Les cycles alimentaires des vipères européennes dans des conditions semi-naturelles. *Annales Biologie Animale, Biochimie et Biophysique*, 19: 125-134.
- Saint-Girons, H. (1980a) Biogéographie et évolution des vipères européennes. *C.R. Société de Biogéographie*, 496: 146-172.
- Saint-Girons, H. (1980b). Le cycle des mues chez les vipères européennes. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 105: 551-559.
- Saint-Girons, H. (1980c). Modifications sélectives du régime des vipères (Reptilia: Viperidae) lors de la croissance. *Amphibia-Reptilia*, 1: 127-136.
- Saint-Girons, H. (1982). Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica*, 38: 5-16.
- Saint-Girons, H. (1983). Régime et rations alimentaires des serpents. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 108: 431-437.
- Saint-Girons, H. (1989). *Vipera seoanei*, Lataste, 1879. Pp. 168-169. In: *Atlas de Repartition des Amphibiens et Reptiles de France*, Castanet, J. & Guyétant, R. (eds.). Société Herpétologique de France, Paris.
- Saint-Girons, H. (1990a). Morphologie comparée des hybrides de *Vipera seoanei* Lataste, 1879 x *Vipera aspis* (L.). *Amphibia-Reptilia*, 11: 197-200.
- Saint-Girons, H. (1990b). Croissance, maturité sexuelle et variations ontogéniques des périodes d'alimentation et des mues chez deux vipères hybrides (*Vipera aspis* x *Vipera seoanei*) dans des conditions semi-naturelles. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 54: 62-68.
- Saint-Girons, H. (1992). Strategies reproductrices des viperidae dans les zones temperees fraiches et froides. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 117: 267-278.
- Saint-Girons, H., Bea, A., Braña, F. (1986). La distribución de los diferentes fenotipos de *Vipera seoanei* Lataste, 1879, en la región de los Picos de Europa (Norte de la Península Ibérica). *Munibe*, 38: 121-128.
- Saint-Girons, H., Detrait, J. (1978). Communautés antigéniques des venins et systématique des vipères européennes. Étude immunoélectrophorétique. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 103: 155-166.
- Saint-Girons, H., Duguy, R. (1976). Écologie et position systématique de *Vipera seoanei* Lataste, 1879. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 101: 325-339.
- Saint-Girons, H., Naulleau, G. (1981). Poids des nouveau-nés et strategies reproductrices des vipères européennes. *La Terre et la Vie*, 35: 597-616.
- Saz-Parkinson, Z., del Pino Luengo, M., López-Cuadrado, T., Andújar, D., Carmona-Alfárez, R., Martín Flores, R., Amate J. M. (2012). Approach to the epidemiology of venomous bites in Spain. *Toxicon*, 60: 706-711.
- Schuett, G. W. (1992). Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers?. Pp. 169-184. En: *Biology of Pitvipers*. Campbell, J.A. & Brodie Jr., E.D. (eds.). Selva.
- Schwarz, E. (1936). Untersuchungen über Systematik und Verbreitung der europäischen und mediterranen Ottern. *Behringswerk-Mitteilungen*, 7: 159-355.
- Shine, R., Madsen, T. (1994). Sexual dichromatism in snakes of the genus *Vipera*: a review and a new evolutionary hypothesis. *Journal of Herpetology*, 28: 114-117.

Tarroso, P., Pereira, R. J., Martínez-Freiría, F., Godinho, R., Brito, J. C. (2014). Hybridization at an ecotone: ecological and genetic barriers between three Iberian vipers. *Molecular Ecology*, 23 (5): 1108-1123.

Tejado Lanseros, C., Potes Gordo, M. E. (2005). Determinación de áreas de contacto distributivo entre *Vipera aspis* y *Vipera seoanei* en Alava. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 20: 155-162.

Szyndlar, Z., Rage, J.-C. (2002). Fossil records of the True Vipers. Pp. 419-444. In: *Biology of the Vipers*, Schuett, G.W., Höggren, M., Douglas, M.E. & Greene, H.W. (eds.). Eagle Mountain Publishing.